昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, June 2005, 48(3):331 - 336　　ISSN 0454-6296

寄主龄期、过寄生和寄主饥饿处理对菜蛾盘绒茧蜂幼蜂及畸形细胞发育的影响

白素芬[1,2]**,陈学新**[1*]**,程家安**[1]**,符文俊**[3]**,何俊华**[1]

(1. 浙江大学应用昆虫学研究所,杭州　310029; 2. 山西省农业科学院作物遗传研究所,太原　030031;
3. 中国科学院上海植物生理生态研究所,上海　200032)

摘要:过寄生、寄生时寄主龄期和寄生后寄主饥饿处理影响菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia plutellae* (Kurdj.)幼蜂及畸形细胞的发育。显微解剖和观察表明,4 龄小菜蛾 *Plutella xylostella* L.幼虫被寄生后,其体内菜蛾盘绒茧蜂幼蜂发育不整齐、假寄生比例增高。过寄生后,每头被寄生的寄主血腔中畸形细胞数量明显增多,但直径变小;随着过寄生程度的加剧,幼蜂发育严重受阻。寄主营养显著影响体内幼蜂及畸形细胞的发育,被寄生的小菜蛾经饥饿处理 62 h 后,体内畸形细胞的数量、活性明显降低,与此同时,幼蜂的发育也受到明显抑制,寄主发育与寄生蜂和畸形细胞的发育呈正相关性。由此可见,寄主不同龄期、过寄生及寄主营养状况均对寄主体内幼蜂和畸形细胞发育产生影响。

关键词:菜蛾盘绒茧蜂;小菜蛾;寄主龄期;过寄生;饥饿处理;畸形细胞;幼蜂;发育

中图分类号:Q965　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:0454-6296(2005)03-0331-06

Effects of host age at the time of oviposition, superparasitism and host starvation after parasitism on the growth of *Cotesia plutellae* larvae and their teratocytes

BAI Su-Fen[1,2], CHEN Xue-Xin[1*], CHENG Jia-An[1], FU Wen-Jun[3], HE Jun-Hua[1] (1. Institute of Applied Entomology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; 2. Institute of Crop Genetics, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taiyuan 030031, China; 3. Shanghai Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China)

Abstract: The host *Plutella xylostella* L.-parasitoid *Cotesia plutellae* (Kurdj.) system was used to study the effects of superparasitism, host age at the time of oviposition and host starvation after parasitism on the growth of the parasitoid larvae and their teratocytes in host larvae. The results showed that the percentage of pseudoparasitism increased and the developmental duration of parasitoid larvae was variable when the 4th instar host larvae were parasitized as compared to those when the 2nd and 3rd instar larvae parasitized. More teratocytes were present in host haemocoel with their diameters distinctly decreased after the host larvae were superparasitized as compared to those normally parasitized only once, and the growth of parasitoid larvae was obviously stunted with the increase of degree of superparasitism. After the parasitized host larvae were starved for 62 h, the number of teratocytes decreased and the activity of teratocytes was reduced in the host larvae, and the growth of parasitoid was also arrested at the same time, suggesting that there is a positive interaction relationship among the growth of host larvae, parasitoids and teratocytes. These results indicated that superparasitism, host age at the time of oviposition and host nutritional status after parasitism had obvious effects on the growth of the parasitoid larvae and their teratocytes in host larvae.

Key words: *Cotesia plutellae*; *Plutella xylostella*; host age; superparasitism; host starvation; teratocytes; parasitoid larvae; growth

菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia plutellae* (Kurdj.)是世界性蔬菜害虫小菜蛾 *Plutella xylostella* L.幼虫的主要内寄生蜂,其自然寄生率可达 20% ~ 60%,有时甚至高达 80%以上(汪信庚等,1998),在小菜蛾的综合

基金项目:国家自然科学基金项目(39930030, 30370959)

作者简介:白素芬,女,1968 年 11 月生,山西人,博士,副研究员,研究方向为昆虫生理生化和害虫综合治理,E-mail:sfbai68@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail:xxchen@zju.edu.cn

收稿日期 Received:2004-03-21;接受日期 Accepted:2004-09-08

治理中有着很大的应用前景。

为有效利用寄生蜂这一自然界广泛存在的控制因子，国际上开展了寄生蜂与寄主相互作用机制的研究。来源于茧蜂发育胚胎外浆膜的畸形细胞，作为一类特殊类群的细胞，伴随着茧蜂卵的孵化而释放到寄主的血淋巴中，形态随寄生日龄的增加而呈现不同的结构特点（Zhang *et al*.，1994；Buron and Beckage，1997）；细胞体积、数目受寄主适合性程度、雌蜂交配状态及发育期的影响（Hegazi and Khafagi，1999；Barratt and Sotherland，2001）。随着研究的不断深入，发现畸形细胞与幼蜂的发育关系密切，如分解寄主脂肪体组织或抑制其蛋白合成，供给幼蜂的营养来源等（Schepers *et al*.，1998；Nakamatsu *et al*.，2002；白素芬等，2003，2005）。

畸形细胞是寄主和茧蜂相互作用的媒介，明确畸形细胞与茧蜂幼蜂、寄主的相互关系，将有助于了解茧蜂的发育，从而为其有效合理的利用奠定基础。我们以菜蛾盘绒茧蜂-小菜蛾作为寄生体系，研究了小菜蛾幼虫龄期对其体内菜蛾盘绒茧蜂幼蜂、畸形细胞发育的影响，对过寄生后引起的畸形细胞及幼蜂的发育进行了观察，并对寄主-茧蜂-畸形细胞三者间发育的协同性进行了探讨。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

菜蛾盘绒茧蜂在（25±1）℃，相对湿度60%～80%，光周期14L∶10D，光照强度1 000～1 500 lx的人工气候室内用2～3龄小菜蛾幼虫续代饲养；小菜蛾幼虫在相同条件的光照培养箱内的小养虫笼内进行饲养，具体方法是将甘蓝叶片剪成适当大小，置于虫笼内，使叶柄穿过盖孔并固定，再将虫笼倒置在盛有清水的玻璃瓶上，使叶柄插入瓶内清水中吸收水分，隔日更换一次新鲜叶片。

1.2　被寄生寄主的获得

将交配过的雌蜂1头收集在指形管中，依次接入2龄、3龄、4龄（1、2日龄）小菜蛾幼虫1头，一次寄生行为发生后，再接入下一头相应龄期且发育大小一致的小菜蛾，控制每蜂寄生5～8头，记录寄生时间。按龄期分别将被寄生后的小菜蛾接入插有甘蓝叶片的小养虫笼内，上述条件下饲养。统计整个寄主幼虫期的死亡率。

过寄生寄主的获得按上述同样方法，但使每头小菜蛾被寄生2次、3次或多次（4～6次）；或1次后，分别于2、4、8、10、24、48 h后进行第2次寄生。被寄生后的小菜蛾分别接入插有甘蓝叶片的小养虫笼内，在上述条件下饲养。各处理均设相应的未被寄生小菜蛾发育作为对照。

1.3　寄生后寄主体内幼蜂和畸形细胞发育的观察

寄生上述不同龄期小菜蛾30 h后，每隔1 h在Ringer's生理盐水中解剖被寄生的小菜蛾幼虫，观察菜蛾盘绒茧蜂卵的孵化，记录产卵到结茧历期；结茧后测量茧长，并称重（精确度0.0001 g）；定时解剖被寄生的小菜蛾5头，测量5头幼蜂体长和体宽，参照Sato（1980）的公式 $V=\pi/4\cdot L\cdot D^2$（V：体积；L：长；D：宽），计算体积；并参照Hotta等（2001）方法，收集畸形细胞。记录各日龄畸形细胞的数目，测量直径。定期记录过寄生（4～6次）小菜蛾体内幼蜂、畸形细胞的发育变化，与只寄生1次的幼蜂发育（每次取发育大小一致的小菜蛾解剖，记录体内幼蜂发育范围）作比较，分别以多次寄生（4～6次）后超过只寄生1次的体内幼蜂发育最大值的定为"大于"，在其范围之内为"等于"，比其最小值小的定为"小于"。并对两种寄生状态下的畸形细胞发育进行比较。

同时，记录寄生1次、2次和多次（4～6次）后蜂从产卵到结茧的发育历期，量取茧长，称量茧重。将寄生时相同大小的小菜蛾幼虫，分别于寄生后第3、4和5天，挑选发育最快、平均和最慢（以占群体65%的个体发育水平作为平均值）的寄主分别测量其体长及体内畸形细胞的直径；同时，量取幼蜂体长与体宽，计算幼蜂发育体积。

以30～35头供试小菜蛾为一个处理，设3次重复。

1.4　饥饿处理

将被寄生后的小菜蛾幼虫分别饥饿处理30 h、62 h后与同批未经饥饿处理、正常发育的寄生小菜蛾进行解剖，观察各自体内幼蜂和畸形细胞的发育，对体内畸形细胞数目进行统计，并进行细胞活性（0.4%台盼蓝和0.1%中性红染色）（死细胞吸收台盼蓝变为蓝色；活细胞吸收中性红变为红色）检测；将饥饿处理62 h的被寄生小菜蛾恢复供食，记录蜂结茧时间、测量茧长并与正常发育的蜂作比较。

以30～35头供试小菜蛾为一个处理，设3次重复。

1.5　数据统计与分析

寄生第6天幼蜂发育体积较寄生第5天幼蜂发育体积的增长速率＝（寄生第6天幼蜂发育体积－寄生第5天幼蜂发育体积）/寄生第5天幼蜂发育体

积。

一次寄生成功率是指寄生蜂一次寄生行为后，能够完成幼虫期发育并羽化的头数占全部被寄生寄主总数的百分率。

采用 DPS$^{©}$ 分析软件（唐启义和冯明光，2002），对数据进行方差分析和 Duncan 's 新复极差法多重比较。

2 结果与分析

2.1 寄主龄期对菜蛾盘绒茧蜂幼蜂及畸形细胞发育的影响

从表 1 可以看出，寄生 2 龄寄主引起的寄主死亡率显著高于寄生 3 龄和 4 龄的，说明寄主龄期越低，寄生引起的寄主死亡率越高；寄生 4 龄寄主对茧蜂卵的孵化有较大影响，表现在卵孵化时间上有快有慢，随后造成幼蜂发育不整齐，从产卵到幼蜂结茧的平均发育历期为 6.95 天，变幅为 ± 0.93 天；而寄生 2、3 龄的蜂卵孵化时间和幼蜂发育较整齐一致；寄生 4 龄寄主的寄生成功率明显低于 2、3 龄的，而且菜蛾盘绒茧蜂即使能正常产卵，但假寄生比例增高，即寄主体内幼蜂与同期寄生 2、3 龄相比，幼蜂出现发育畸形、死亡或不能正常结茧或羽化等现象，在观察的 156 例中有 14 例，比例达 8.97%。寄生初期，寄生 2 龄寄主的幼蜂发育迟于寄生 3 龄、4 龄的，但在寄生后期，发育增长率为 1.90，快于 3 龄的 1.09 和 4 龄的 1.02，最终幼蜂发育至结茧与寄生 3 龄、4 龄的时间无显著性差异；寄生后第 7 天，当幼蜂完成在寄主体内的发育时，畸形细胞的发育也趋于一致。

表 1 正常寄生不同龄期小菜蛾幼虫后菜蛾盘绒茧蜂幼蜂及畸形细胞的发育

Table 1 Development of *Cotesia plutellae* larvae and their teratocytes in *Plutella xylostella* larvae of different instars at the time of oviposition

	小菜蛾幼虫龄期 Instars of *Plutella xylostella* larvae		
	2 龄 2nd instar	3 龄 3rd instar	4 龄 4th instar
卵历期(h)（观察数） Developmental duration of egg（eggs examined）	34.7 ± 1.4 a（46）	34.8 ± 2.8 a（53）	34.2 ± 4.6 a（41）
寄生第 5 天幼蜂体积（mm^3） Volume of parasitoid larvae on 5th day after parasitism	1.547 ± 0.057 bB	2.753 ± 0.065 aA	2.574 ± 0.246 aA
寄生第 6 天幼蜂体积（mm^3） Volume of parasitoid larvae on 6th day after parasitism	4.490 ± 0.596 bA	5.746 ± 0.503 aA	5.212 ± 0.435 abA
寄生第 6 天发育增长率 Developmental rate of parasitoid larvae on 6th day after parasitism	1.90	1.09	1.02
寄生第 5 天畸形细胞直径(μm) Diameter of teratocytes on 5th day after parasitism	60.25 ± 3.15 a	62.35 ± 4.35 a	64.75 ± 6.25 a
寄生第 7 天畸形细胞直径(μm) Diameter of teratocytes on 7th day after parasitism	52.65 ± 2.85 a	54.65 ± 3.75 a	53.85 ± 3.05 a
卵—结茧历期(d) Developmental duration from egg to cocoon	6.63 ± 0.36 a	6.83 ± 0.29 a	6.95 ± 0.93 a
单粒茧长(mm) Length of single cocoon	3.58 ± 0.05 a	3.67 ± 0.07 a	3.61 ± 0.04 a
单粒茧重(mg)（观察数） Weight of single cocoon	2.03（74）	2.14（52）	2.14（68）
一次寄生成功率(%) Parasitism success rate for attack only one time	90.12 ± 3.12 aAB	92.84 ± 4.58 aA	79.36 ± 3.76 bB
被寄生寄主幼期死亡率(%) Mortality of parasitized larvae	9.39 ± 3.46 aA	6.76 ± 2.52 abA	4.74 ± 1.63 bA

注：表中同一行内数据后不同字母表示差异达显著水平，Duncan 's 新复极差法，小写字母表示 $P < 0.05$；大写字母表示 $P < 0.01$。

Notes：Values with in the same row followed by different letters are significantly different（capital letters，$P < 0.01$；small letters，$P < 0.05$；Duncan 's new multiple rang different test）.

2.2 过寄生后寄主体内的菜蛾盘绒茧蜂幼蜂以及畸形细胞的发育

对过寄生 4 ~ 6 次的小菜蛾进行解剖，将体内幼蜂的发育，与只寄生 1 次的进行比较，在观察的 168 例中有以下 3 种情形：(1) 先孵化的 1 龄幼蜂及时发现后来同类竞争者，用角质上颚将其杀死，此时该蜂的发育快于只寄生 1 次，即寄主体内只有 1 头幼蜂的情形，共有 24 例，比例达 14.29%；(2) 无论过寄生

或只寄生 1 次，幼蜂发育无明显差异，约占总数的 33.34%；（3）多次寄生后幼蜂的发育明显比只寄生 1 次的单头蜂发育迟缓，占观察总数的 52.37%。这可能是由于寄主营养及存活空间的限制或幼蜂间生理遏制造成的。

对第 1 次寄生后 2、4、8 h 再进行第 2 次寄生的寄主进行解剖发现，前后两粒蜂卵均可孵化；而在第 1 次寄生后 10、24、48 h 再进行第 2 次寄生，则发现其中一粒蜂卵不能孵化的比例增高。

过寄生后，寄主血淋巴中的畸形细胞数量显著增加。以寄生后第 5 天为例，2 次寄生的畸形细胞数量为 203 ± 36 个，同期只寄生 1 次的为 88 ± 23 个；畸形细胞在多次寄生后数量明显多于只寄生 1 次的；但在整个发育期，多次寄生后（4～6 次）其发育直径都比同期只寄生 1 次的表现降低的趋势（图 1）。

寄主被寄生 2 次后，蜂从产卵到结茧的历期为 6.59 天，略早于只寄生 1 次的 6.82 天和寄生多次的 7.02 天。1 次寄生后的寄生蜂发育整齐一致，茧长没有差异，变异系数 2.3%；而多次寄生后的茧蜂结茧时间有差异，茧长也存在较大差异，变异系数 14.2%，远大于只寄生 1 次的变异程度。多次寄生后的茧蜂平均茧重 1.84 mg（$n = 33$），寄生 1 次的为 2.02 mg（$n = 26$）。这个结果与上述幼蜂发育情况基本吻合。

2.3 寄主饥饿处理对菜蛾盘绒茧蜂幼蜂及畸形细胞发育的影响

寄生时发育一致的小菜蛾，随寄生日龄的增加，会出现同一日内寄主发育快慢不一的情形。通常寄主发育快，则体内幼蜂和畸形细胞的发育也加快，大的寄主孕育大的幼蜂，同时寄主体内的畸形细胞的发育也是最大的；反之亦然。寄主、寄生蜂和畸形细胞的发育呈正相关性（表 2）。

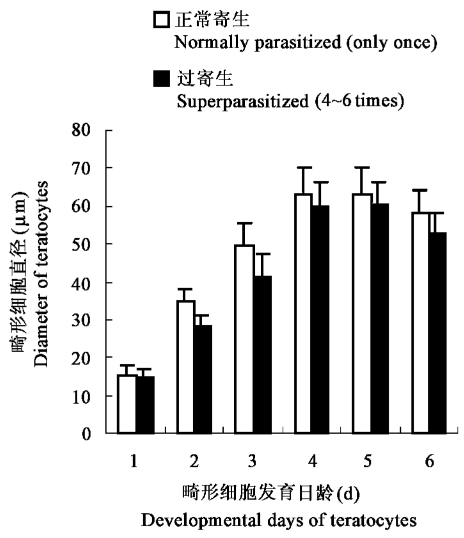

图 1 过寄生与只寄生 1 次的寄主体内的畸形细胞发育情况

Fig. 1 Development of teratocytes in haemolymph of normally parasitized (only once) or superparastized host larvae

饥饿处理 62 h 的被寄生小菜蛾，其体内幼蜂发育减缓，体长仅为未经饥饿处理的 32.5%，畸形细胞的发育也受到明显抑制，直径仅为正常的 50.0%，数量也明显减少。饥饿过的小菜蛾即使恢复供食，其体内的幼蜂结茧时间仍推迟 2.5～3.0

表 2 正常寄生后不同寄生日龄寄主、寄生蜂和畸形细胞的发育

Table 2 Development of host, parasitoid larvae and teratocytes in different days after parasitism

寄生后天数(d) Days after parasitism	**寄主发育状态** State of host development	**寄主体长**(mm) Body length of host larvae	**幼蜂体积**(mm^3) Volume of parasitoid larvae	**畸形细胞直径** (μm) Diameter of teratocytes
3	**快** Fast	5.95 ± 0.23 aA	0.017 ± 0.001 aA	34.38 ± 3.15 aA
	平均 Average	4.65 ± 0.35 bB	0.0136 ± 0.0003 bB	25.36 ± 2.95 bAB
	慢 Slow	2.86 ± 0.28 cC	0.010 ± 0.001 cC	18.75 ± 2.35 cB
4	**快** Fast	7.62 ± 0.15 aA	0.049 ± 0.009 aA	42.50 ± 6.35 aA
	平均 Average	7.13 ± 0.21 aA	0.0243 ± 0.0061 bB	37.5 ± 4.75 aA
	慢 Slow	6.32 ± 0.36 bB	0.0189 ± 0.001 bB	23.25 ± 3.96 bB
5	**快** Fast	8.23 ± 0.34 aA	4.036 ± 0.587 aA	75.15 ± 7.45 aA
	平均 Average	7.86 ± 0.26 abA	3.148 ± 0.427 bA	71.88 ± 6.25 aA
	慢 Slow	7.35 ± 0.24 aA	0.523 ± 0.159 cB	38.63 ± 5.85 bB

注 表中同一列内（同日内）数据后不同字母表示差异达显著水平，Duncan's **新复极差法，小写字母表示** $P < 0.05$；**大写字母表示** $P < 0.01$。**表** 3 **同。**

Notes: Values with in the same column followed by different letters are significantly different (capital letters, $P < 0.01$; small letters, $P < 0.05$; Duncan's new multiple rang different test). The same for Table 3.

天，茧长仅为 3.27 ± 0.03 mm，小于同期正常的茧长 3.68 ± 0.07 mm，差异达极显著水平。该结果表明，寄主发育是否正常直接影响体内寄生蜂及畸形细胞的发育。寄主饥饿处理后，其体内幼蜂、畸形细胞的发育都明显受阻（表 3），而且畸形细胞的活性经台盼蓝排斥和中性红吸收染色证明，活性显著降低，数量明显减少。说明茧蜂-畸形细胞-寄主的发育密切相关。同时也表明在一定程度上，幼蜂与畸形细胞的发育具有协同性。

表 3　经饥饿处理后正常寄生寄主、其体内幼蜂和畸形细胞的发育

Table 3　Development of parasitoid larvae and teratocytes in normally parasitized host larvae with or without starvation treatment

	寄主体长（mm） Body length of host larvae	幼蜂体长（mm） Length of parasitoid larvae	畸形细胞直径（μm） Diameter of teratocytes	畸形细胞数量 Number of teratocytes
正常取食 Feeding normally	8.13 ± 0.48 aA	3.56 ± 0.32 aA	56.25 ± 5.85 aA	132.7 ± 20.4 aA
饥饿 30 h Starvation for 30 h	5.32 ± 0.39 bB	2.52 ± 0.19 bB	43.75 ± 3.65 bA	–
饥饿 62 h Starvation for 62 h	4.17 ± 0.23 cB	1.16 ± 0.12 cC	28.13 ± 3.15 cB	65.2 ± 14.8 bB

3　讨论

寄主龄期是影响寄生蜂发育的一个重要因素。菜蛾盘绒茧蜂可以寄生 1 ~ 4 龄小菜蛾幼虫，该蜂对 4 龄幼虫的选择系数为 0.24，低于 2 龄的 0.37 和 3 龄的 0.39（施祖华和刘树生，1998）。本研究结果也表明，4 龄小菜蛾不适于该蜂的发育，表现在寄生成功率低、假寄生（小菜蛾体内幼蜂发育畸形或幼期死亡，或不能正常结茧，或不能正常羽化或由于寄主化蛹，寄生蜂不能完成幼虫期发育等）比例增高。而寄生 2、3 龄寄主时较高的寄生成功率，表明 2、3 龄寄主适宜该蜂的发育，而且所育雌蜂寄生能力高（李元喜和刘树生，2001）。因此，在繁蜂时应使用 2 龄末 3 龄初的寄主，这样有利于该蜂的发育。

寄生 2 龄寄主时，寄生初期幼蜂和畸形细胞的发育都迟于在 3 龄、4 龄内的发育，说明寄主的营养不能充分满足寄生蜂的需求；但到寄生后期，当寄主发育到 4 龄末期营养充足时，幼蜂的发育速率加快，充分利用寄主营养，最终幼蜂和畸形细胞的发育都达到与寄生 3 龄和 4 龄时的水平。基于寄生蜂与寄主的相互关系，Lawrence（1990）将内寄生蜂划分为 2 种类型：一种是调节者，能改变寄主的发育状态以满足自身发育的需求；另一种是顺从者，伴随寄主的发育状态而发育。因此，菜蛾盘绒茧蜂寄生低龄（1、2 龄）寄主时可视为顺从者，因为它主要依据寄主的营养来决定自身的发育；而对于高龄（4 龄）寄主，它可视为调节者，此时它要延长寄主的幼虫期、抑制寄主的化蛹来满足其发育的需求。但事实上，内寄生蜂通常在不同程度上采取 2 种策略来保证其正常发育（Harvey，1996）。由此可知，菜蛾盘绒茧蜂针对寄主不同龄期采取不同的策略来应对，这也说明寄生蜂与寄主相互关系的复杂性。

过寄生是一种普遍的寄生现象（van Alpher and Visser，1990）。已有的研究表明，过寄生一般引起寄生蜂发育历期延长（Harvey *et al*.，1993），或由于寄主体内寄生蜂个体过多，营养不足而全部死亡（李丽英，1984），也可能伴随着过寄生的多次穿刺导致寄主的死亡，最终无蜂育出（施祖华和刘树生，1999）。然而，我们认为，由于过寄生时雌蜂产卵注入寄主体内的毒液、多分 DNA 病毒（PDV）等抑制寄主免疫反应的剂量成倍增加，可以有效地防止寄主血细胞对蜂卵的包囊；而当蜂卵孵化时，释放到寄主血淋巴中的畸形细胞也会显著增多，相应的营养、免疫抑制等功能也可能增强，如过寄生 2 次的幼蜂发育历期短于只寄生 1 次的；同时，畸形细胞的存在也可能抑制过多寄生个体的发育，如分泌产物可能会抑制其他蜂卵的孵化，而避免寄生个体间的营养争夺。因此，适度的过寄生可使寄生蜂对抗寄主的防御能力增强，从而在一定程度上有利于寄生蜂的发育。但多次寄生则由于幼蜂间的物理攻击或生理抑制导致幼蜂发育历期延长或死亡。因此，在人工繁蜂时，应注意寄主的密度及放蜂的比例，尽量避免过寄生程度的加剧。

寄生蜂和畸形细胞的发育都依赖于寄主营养和生理条件等的改变，如沟卵蜂 *Trissolcus basalis* 畸形细胞需从寄主中摄取 2 种蛋白质才能满足正常的生长发育（Cônsoli *et al*.，2001）；寄主滞育，则体内的寄

生蜂、畸形细胞的发育也停滞；滞育解除则恢复生长，寄主-寄生蜂和畸形细胞的发育表现出生理上的一致性（Kadono-Okuda *et al*.，1995）。本研究从寄主、寄生蜂和畸形细胞三者的营养关系入手，揭示了它们之间存在着发育的协同性，这为进一步探讨畸形细胞在协调寄主与寄生蜂相互关系中生理作用的研究奠定了基础。

致谢 浙江大学应用昆虫学研究所施祖华教授审阅了本篇论文的初稿，并提出许多宝贵的修改意见，在此谨致谢忱。

参考文献（References）

Bai SF，Chen XX，Cheng JA，Fu WJ，He JH，2003. Characterization of *Cotesia plutellae* polydnavirus and its physiological effects on the diamondback moth，*Plutella xylostella* larvae. *Acta Entomologica Sinica*，46(4)：401 – 408.［白素芬，陈学新，程家安，符文俊，何俊华，2003. 菜蛾盘绒茧蜂多分 DNA 病毒的特性及其对小菜蛾幼虫的生理效应. 昆虫学报，46(4)：401 – 408］

Bai SF，Chen XX，Cheng JA，Fu WJ，He JH，2005. Effects of parasitism factors of the parasitoid *Cotesia plutellae* on fat body structure of the host *Plutella xylostella* larvae. *Acta Entomologica Sinica*，48(2)：166 – 171.［白素芬，陈学新，程家安，符文俊，何俊华，2005. 菜蛾盘绒茧蜂主要寄生因子导致的寄主小菜蛾幼虫脂肪体结构的变化. 昆虫学报，48(2)：166 – 171］

Barratt BIP，Sutherland M，2001. Development of teratocytes associated with *Microctonus aethiopoides* Loan (Hymenoptera：Braconidae) in natural and novel host species. *J. Insect Physiol*.，47：257 – 262.

Buron I de，Beckage NE，1997. Developmental changes in teratocytes of the braconid wasp *Cotesia congregata* in larvae of the tobacco hornworm，*Manduca sexta*. *J. Insect Physiol*.，43(10)：915 – 930.

Cônsoli FL，Conti E，Dangott LJ，Vinson SB，2001. *In vitro* culture of the teratocytes of *Trissolcus basalis* (Hymenoptera：Scelionidae) and their requirements for host-derived components. *Biological Control*，22：176 – 184.

Harvey JA，1996. *Venturia canescens* parasitizing *Galleria mellonella* and *Anagasta kuehniella*：is the parasitoid a conformer or regulator? *Journal of Insect Physiology*，42：1 017 – 1 025.

Harvey JA，Harvey IF，Thompson DJ，1993. The effect of superparasitism on development of the solitary parasitoid wasp，*Venturia canescens* (Hymenoptera：Ichneumonidae). *Ecological Entomology*，8：203 – 208.

Hegazi EM，Khafagi WE，1999. Effect of mating status and age of *Microplitis rufiventris* (Hym.：Braconidae) females on the growth pattern and number of their teratocytes. *J. Applied Entomol*.，123(7)：417 – 422.

Hotta M，Okuda T，Tanaka T，2001. *Cotesia kariyai* teratocytes：growth and development. *J. Insect Physiol*.，47：31 – 41.

Kadono-Okuda K，Sakurai H，Takeda S，Okuda T，1995. Synchronous growth of a parasitoid，*Perilitus coccinellae* and teratocytes with the development of the host *Coccinella septempunctata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*，75(2)：145 – 149.

Lawrence PO，1990. The biochemical and physiological effects of insect hosts on the development and ecology of their parasites：an overview. *Arch. Insect Biochem. Physiol*.，13：217 – 228.

Li LY，1984. New progress on utilization of *Trichogramma* spp. *Entomological Knowledge*，21(5)：237 – 240.［李丽英，1984. 赤眼蜂研究应用新进展. 昆虫知识，21(5)：237 – 240］

Li YX，Liu SS，2001. The effect of host age on biological characteristics of *Cotesia plutellae*. *Journal of Zhejiang University* (*Agric. & Life Sci*.)，27(1)：11 – 14.［李元喜，刘树生，2001. 寄主龄期对小菜蛾绒茧蜂生物学特性的影响. 浙江大学学报，27(1)：11 – 14］

Nakamatsu Y，Fujii S，Tanaka T，2002. Larvae of an endoparasitoid，*Cotesia kariyai* (Hymenoptera：Braconidae) feed on the host fat body directly in the second stadium with the help of teratocytes. *J. Insect Physiol*.，48：1 041 – 1 052.

Sato Y，1980. Experimental studies on parasitization by *Apanteles glomeratus*. Ⅴ. Relationships between growth rate of parasitoid and host age at the time of oviposition. *Entomophaga*，25(2)：123 – 128.

Schepers EJ，Dahlman DL，Zhang D，1998. *Microplitis croceipes* teratocyte：*in vitro* culture and biological activity of teratocyte secreted protein. *Journal of Insect Physiology*，44：767 – 777.

Shi ZH，Liu SS，1998. Host age preference and suitability of *Cotesia plutellae* Kurdj. *Journal of Zhejiang University*，24(4)：381 – 386.［施祖华，刘树生，1998. 菜蛾绒茧蜂对寄主龄期选择性和寄主适合性. 浙江农业大学学报，24(4)：381 – 386］

Shi ZH，Liu SS，1999. Parasitism preference of *Cotesia plutellae* to host age and the effect of parasitism on the development and food consumption of the host *Plutella xylostella*. *Acta Phytophylacica Sinica*，26(1)：25 – 29.［施祖华，刘树生，1999. 菜蛾绒茧蜂的寄主选择性及寄生对寄主发育和取食的影响. 植物保护学报，26(1)：25 – 29］

Tang QY，Feng MG，2002. DPS© Data Processing System for Practical Statistics. Beijing：Science Press. 648 pp.［唐启义，冯明光，2002. 实用统计分析及其 DPS© 数据处理系统. 北京：科学出版社. 648 页］

Wang XG，Liu SS，He JH，Guo SJ，1998. Investigations on parasitoids of diamondback moth in the suburb areas of Hangzhou. *Acta Phytophylacica Sinica*，25(1)：20 – 26.［汪信庚，刘树生，何俊华，郭世俭，1998. 杭州效区小菜蛾寄生昆虫调查. 植物保护学报，25(1)：20 – 26］

Zhang D，Dahlman DL，Jarlfors UE，Southgate HH，Wiley SP，1994. Ultrastructure of *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera：Braconidae) teratocytes. *Int. J. Insect Morphol. Embryol*.，23(3)：173 – 187.

（责任编辑：黄玲巧）